

## Modelos de distribución de especies y *hotspots* de biodiversidad

Jaime Pinzon<sup>1</sup> y John R. Spence<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Ph.D., Department of Renewable Resources, University of Alberta, 442 Earth Sciences Building, Edmonton, Alberta, Canada, T6G 2H1, jpinzon@ualberta.ca. <sup>2</sup>Ph.D., Department of Renewable Resources, University of Alberta, 442 Earth Sciences Building, Edmonton, Alberta, Canada, T6G 2H1, john.spence@ualberta.ca

---

**Resumen.** Los modelos de distribución de especies, o más apropiadamente, el modelación de hábitat adecuado, es una técnica para interpolar espacialmente información biológica. Desde una perspectiva de conservación, ésta es una herramienta analítica útil para predecir la ocurrencia de especies en áreas con insuficiencia de información. Dichos modelos se basan en la presencia geo-referenciada de especies y en información espacial de topografía, clima y otras variables ambientales disponibles dentro del área de interés. Luego de 10 años de toma de datos como parte del proyecto EMEND (Ecosystem Management Emulating Natural Disturbances) en el bosque boreal de Canadá, se conoce la ocurrencia de alrededor 260 especies de arañas del suelo, información extremadamente valiosa para este ejercicio de modelación. La distribución de cada especie fue así modelada dentro de un Área de Manejo Forestal (aprox. 4400 Km<sup>2</sup>) con una historia de disturbios naturales (p.ej., fuego) y humanos (p.ej., explotación forestal). Las variables más importantes para modelar y predecir la ocurrencia de la mayoría de las especies fueron aprovechamiento forestal, cobertura vegetal, 'ecositio' (gradiente de nutrientes vs. humedad) y fuego. Estas variables fueron usadas además para evaluar las respuestas de la comunidad de arañas al cambio de hábitat basadas en la ocurrencia de especies dentro del área de manejo forestal. Como resultado, dichas ocurrencias, se emplearon como base para mapear e identificar posibles *hotspots* de diversidad de arañas. Las implicaciones para la conservación de arañas dentro de este paisaje son discutidas, además de las limitaciones y necesidades para posterior investigación.

**Palabras clave:** Arañas del suelo, patrones de biodiversidad, modelación de nicho, manejo forestal, MaxEnt.

**Abstract.** Species distribution modeling (SDM), or more accurately modeling of suitable habitat, is a technique to interpolate biological survey data in space. From a conservation view, habitat modeling has become a very important and useful analytical tool for predicting species occurrences at the landscape level across unsampled areas. Predictive models are based on species presence at geo-referenced localities and spatially-explicit information of topographical, climate and other available environmental variables within an area of interest. Ground-dwelling spiders, collected as part of the EMEND (Ecosystem Management Emulating Natural Disturbances) project in the mixedwood boreal forest of Canada, were used for this

modeling exercise. Occurrence of about 260 spider species is known after 10 years of sampling and as such, these data are extremely valuable for SDM. The distribution of each species was thus predicted within the forest management area the EMEND project is embedded in, an area of about 4400 Km<sup>2</sup> with a history of natural (e.g., fire) and human (e.g., forest harvesting) disturbances. The most important variables to model/predict the occurrence of most species were harvesting, land-cover, ecosite classification (nutrient vs. moisture gradient) and fire. These variables were then used to assess overall responses at the community level to habitat change based on the predicted species occurrence within the forest management area. As a result, predicted occurrences were used as basis to map and identify potential spider diversity *hotspots*. The implications for spider conservation within this managed landscape are discussed in addition to the potential limitations and needs for further research.

**Key words:** ground-dwelling spiders, biodiversity patterns, niche modeling, forest management, MaxEnt

## Introducción

Conocer y entender la distribución de especies en un área determinada es de gran interés no sólo desde un punto de vista de manejo de recursos, sino desde un contexto de conservación biológica (Peterson *et al.* 2011). Sin embargo, dadas las limitaciones para inventariar la biodiversidad en áreas de gran extensión y a la escasez de información sobre la presencia de muchas especies, se hace necesario poder predecir la ocurrencia de dichas especies en áreas de interés a partir de modelos matemáticos (Stockwell y Peters 2009; Phillips *et al.* 2006). Como consecuencia, estos modelos se convierten en un herramienta clave para discernir de que forma las especies pueden estar distribuidas y para evaluar variables ambientales de importancia que permitan explicar la ocurrencia de las mismas (Cassini 2011).

Desde el contexto del nicho fundamental (Hutchinson 1957), la ocurrencia de una especie en un área específica está definida por la combinación óptima de múltiples variables ambientales que permiten su supervivencia y viabilidad. De esta forma, diferentes áreas que presenten una combinación similar de estas variables potencialmente permitirían la presencia de dicha especie, generando así su distribución potencial (Anderson y Martínez-Meyer 2004). Así, el enfoque básico en la creación de modelos de distribución es la predicción de la ocurrencia de una o varias especies en un área de interés a partir de información geo-referenciada de localidades donde dichas especies están presentes, en función de información espacial de variables ambientales bióticas y/o abióticas (Anderson *et al.* 2003; Phillips *et al.* 2006).

Existe una gran variedad de aplicaciones a partir del uso de modelos de distribución potencial de especies, incluyendo la identificación de áreas prioritarias y el desarrollo de planes de conservación (Urbina-Cardona y Flores-Villela 2009; Lawler *et al.* 2011), relaciones especie-hábitat (Rotenberry *et al.* 2006) y predicciones de patrones de biodiversidad (Pineda y Lobo 2009),

entre otras. Adicionalmente, a través de la información generada por los modelos es posible priorizar recursos identificando localidades de importancia y seleccionando lugares potenciales de muestreo que ofrezcan mayores posibilidades de generar información referente a la diversidad de un área.

Para el caso específico del presente ejercicio de modelación, se empleó la ocurrencia de especies de arañas del suelo en un área de manejo forestal representativa del bosque mixto boreal en Canadá. Esta área es una extensa zona boscosa que está sujeta a presiones antropogénicas sobre los recursos naturales, en especial a través de extracción de madera a escalas industriales. El conocimiento sobre la ocurrencia de especies de arañas en esta zona es muy limitado y por consiguiente la predicción de su distribución bajo dicho escenario de disturbio ofrece una excelente oportunidad para evaluar la eficacia de métodos de modelación y proporcionar información básica sobre patrones de biodiversidad en la zona a partir del mapeo de riqueza potencial de especies.

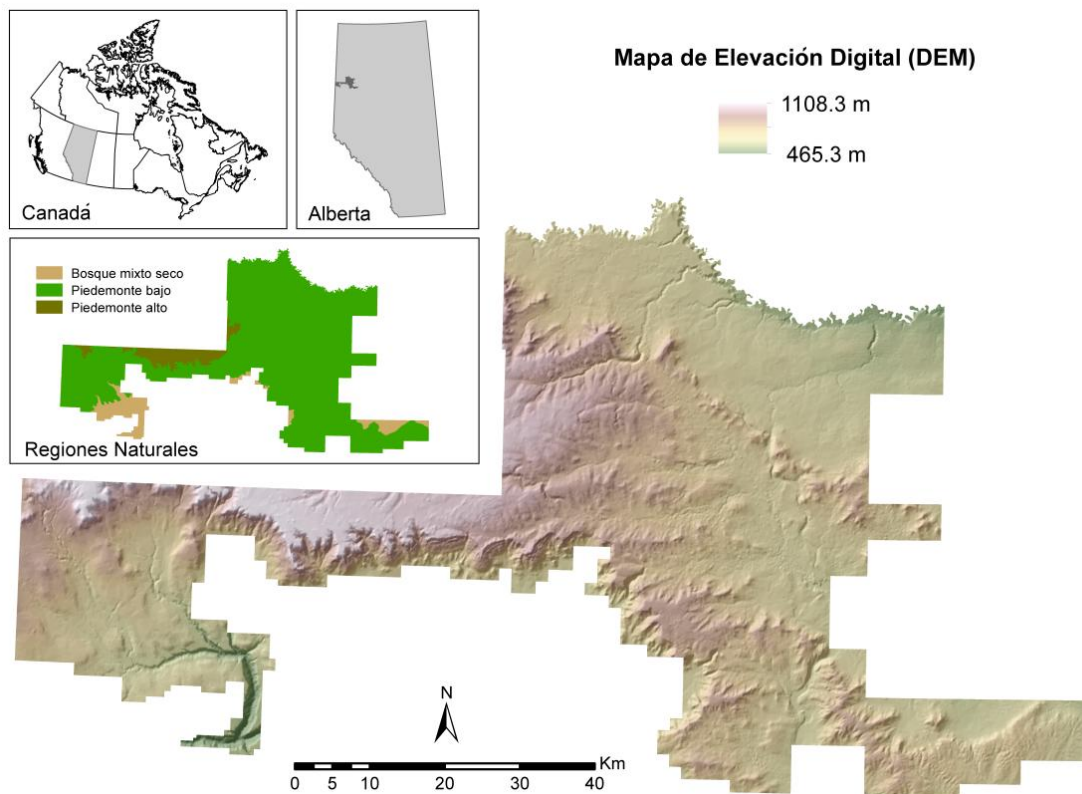
### **Materiales y métodos**

**Área de estudio.** En Canadá las áreas de aprovechamiento forestal para tala son asignadas para su manejo a diferentes industrias madereras; dichas zonas son conocidas bajo el nombre de Áreas de Manejo Forestal o FMA (por sus siglas en Inglés). El presente ejercicio de modelación se desarrolló en una FMA asignada a Daishowa-Marubeni International (DMI) y a Canadian Forest Products (CANFOR), con una extensión aproximada de 4400 Km<sup>2</sup>, ubicada al noroccidente de la provincia de Alberta entre 56°19'53"N - 57°24'01"N y 117°39'47"W - 119°59'60"W (Fig. 1). Esta región corresponde a una zona de bosque boreal mixto y comprende tres regiones naturales en el piedemonte oriental de las Montañas Rocosas, de las cuales la región de piedemonte bajo representa la mayor extensión (88%) (recuadro en Figura 1). La cobertura vegetal en esta FMA es principalmente boscosa compuesta predominantemente por Álamo (*Populus tremuloides* Michaux), Abeto blanco (*Picea glauca* (Moench) Voss), Abeto negro (*Picea mariana* (Mill.) Britton, Sterns & Poggenb) y Abeto contorto (*Pinus contorta* var. *latifolia* Engelm.) (Fig. 2A). Esta zona está sujeta a disturbios naturales y humanos, especialmente incendios naturales y aprovechamiento forestal (tala), respectivamente (Figs. 2E, F), afectando extensas áreas de bosque natural. Por ejemplo, desde 1950 alrededor de 2700 Km<sup>2</sup> han sido perturbados por incendios y 711.9 Km<sup>2</sup> han sido talados en las dos últimas décadas.

**Colección de datos.** La ocurrencia de especies de arañas del suelo fue obtenida a partir de datos colectados como parte del proyecto EMEND (Ecosystem Management Emulating Natural Disturbances, [www.emendproject.org](http://www.emendproject.org)), el cual se encuentra ubicado al noroccidente de la FMA (Figura 3). El experimento abarca áreas con diferente cobertura vegetal, principalmente Álamo y Abeto blanco en diferentes proporciones, las cuales fueron tratadas en 1999 con diferentes

intensidades de tala y quema controlada. Las ocurrencias de arañas del suelo son basadas en colecciones realizadas por medio de trampas de caída entre 1999 y 2009.

A partir de sistemas de información geográfica, datos ambientales fueron obtenidos para la totalidad de la FMA. Las siguientes variables fueron utilizadas como variables independientes en el modelo: cobertura vegetal (basada en la especie de árbol dominante en el dosel; ESRD 2012), áreas taladas (desde 1980) y quemadas (desde 1940) por incendios naturales (DMI, datos sin publicar), datos bioclimáticos derivados de temperatura media y precipitación anuales, temperatura media y precipitación en el trimestre más cálido, más frío, más húmedo y más seco del año y temporalidad de temperatura y precipitación (WorldClim 2012; Hijmans *et al.* 2005; resolución 1 Km, datos 1950-2000), 'ecositio' derivado a partir de gradientes de humedad y nutrientes (DMI, datos sin publicar), densidad de cuerpos de agua a un radio de 1 Km (a partir de información de cuencas hidrográficas en la zona; GeoBase 2012) y elevación (modelo de elevación digital para Alberta, resolución 17.5 m; GeoBase 2012). Variables adicionales fueron derivadas partir del modelo de elevación digital: radiación solar (McCune y Keon 2002), aspecto, pendiente, índice compuesto topográfico (ICT; Evans 2012) y faceta (combinación de ICT y radiación solar), las cuales fueron derivadas usando ArcGIS 10.1 (ESRI 2012).



**Figura 1.** Mapa de elevación digital del área de manejo forestal. En los recuadros se ilustra la ubicación del área de manejo en relación a la provincia de Alberta y Canadá. Adicionalmente se ilustran las regiones naturales presentes en el área de manejo forestal.

**Modelación y estimación de 'hotspots'.** Todas las variables ambientales fueron ajustadas a una resolución de 20 m. En el caso de las variables bioclimáticas, los valores a ésta resolución fueron obtenidos a partir de interpolación mediante el método de Kriging usando ArcGIS 10.1. La distribución de cada una de las especies seleccionadas dentro de la FMA fue modelada a partir de las ocurrencias geo-referenciadas en el área de EMEND (variables respuesta) en función de las diversas variables ambientales anteriormente descritas empleando el algoritmo de Entropía Máxima mediante el uso de MaxEnt 3.3.3k (<http://www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent/>; Phillips *et al.* 2004, 2006). Inicialmente se estimó la probabilidad de ocurrencia de cada especie en cada celda de 20x20 m dentro de la FMA empleando todas las variables. Luego el modelo fue ajustado removiendo aquellas variables que contribuyeran menos de 2% a la distribución potencial de cada especie, obteniendo así una nueva probabilidad de ocurrencia. Posteriormente, la probabilidad de ocurrencia de cada especie fue convertida a presencia/ausencia a partir del umbral logístico más alto obtenido de la salida de MaxEnt (probabilidades menores al umbral corresponden a ausencia y probabilidades mayores, a presencia). De esta forma, mapas de presencia/ausencia dentro de la FMA para cada especie fueron generados y analizados en ArcGIS 10.1.

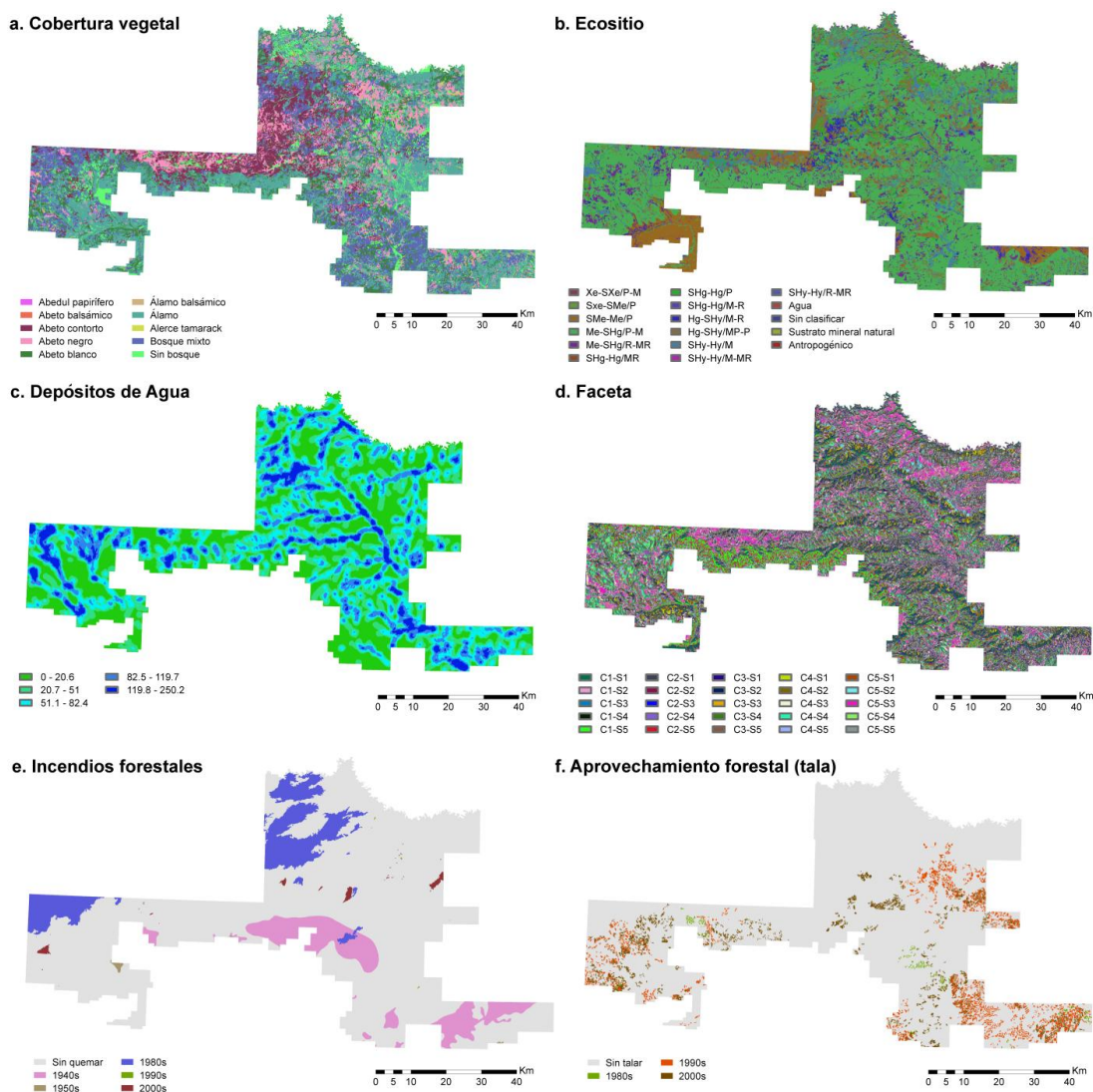
A partir de los mapas de distribución generados para cada una de las especies se estimó el número de especies presentes en cada una de las celdas de 20x20 m dentro de la FMA. Con dicha información se construyó un mapa de riqueza de especies dentro del área de la zona de manejo para así visualizar patrones de diversidad e identificar zonas de interés (*hotspots*).

## Resultados y discusión

Para el área de EMEND ha sido registrada la ocurrencia de 265 especies de arañas (Pinzon 2011; Pinzon *et al.* 2012, 2013; Spence y Pinzon, datos sin publicar). De este total, únicamente 106 especies fueron seleccionadas para construir los modelos de distribución potencial. Esta selección se llevó a cabo discriminando aquellas especies con 12 o más ocurrencias ya que los modelos con un número menor de registros suelen ser parcializados y poco confiables.

De las 30 variables climáticas y ambientales empleadas para el presente ejercicio de modelación, 11 fueron utilizadas luego de seleccionar aquellas que contribuyeron más de 2% a la distribución potencial de cada especie (Tabla 1). Las áreas de aprovechamiento forestal (áreas taladas; Figura 2F) constituyeron el factor que más contribuyó a la predicción de la ocurrencia de casi la totalidad de las especies consideradas en este ejercicio, explicando en promedio un 43,7%. Cabe notar, sin embargo, que la distribución geográfica potencial es influenciada por esta variable en diferente grado dependiendo de la especie. Aunque muchas especies fueron colectadas en zonas sin disturbar (controles), era de esperarse que la tala fuera una de las variables más importantes, ya que la mayoría de ocurrencias son provenientes de zonas taladas en 1999 cuando el proyecto EMEND se inició (Fig. 3). Aún así estos resultados son de gran validez dada la incidencia de aprovechamiento forestal en la FMA, tanto en el pasado como en planes futuros. Así pues, esta

información es de gran relevancia para la industria forestal en la planeación de nuevas áreas designadas para corte y en la protección de biodiversidad en el área de manejo.



**Figura 2.** Mapa del área de manejo forestal ilustrando algunas de las variables ambientales empleadas para la modelación de especies de arañas del suelo. a. Cobertura vegetal: polígonos de áreas cubiertas por diferentes especies de árboles. b. Ecositio: se refiere a la combinación de un gradiente de humedad y nutrientes, el cual refleja los principales tipos de vegetación tanto en el sotobosque como en el dosel (Humedad: Xe, xérico; SXe, subxérico; Me, méxico; SMe, submérico; Hg, hígrico; SHg, subhígrico; Hd, hídrico; SHd, subhídrico. Nutrientes: MR, muy rico; R, rico; M, medio; P, pobre; MP, muy pobre). c. Depósitos de agua: densidad de cuerpos de agua en un radio de 1 Km. d. Faceta: combinación de 5 clases de índice topográfico compuesto (C1: fillos muy secoos, C2: colinas secas, C3: zonas de humedad moderada, C4: zonas húmedas, C5: zonas muy húmedas) y 5 clases de radiación solar (S1: muy baja, S2: baja, S3: moderada, S4: alta, S5: muy alta). e. Incendios forestales: áreas perturbadas por incendios naturales o prescritos desde 1940. f. Aprovechamiento forestal: áreas taladas desde 1980.

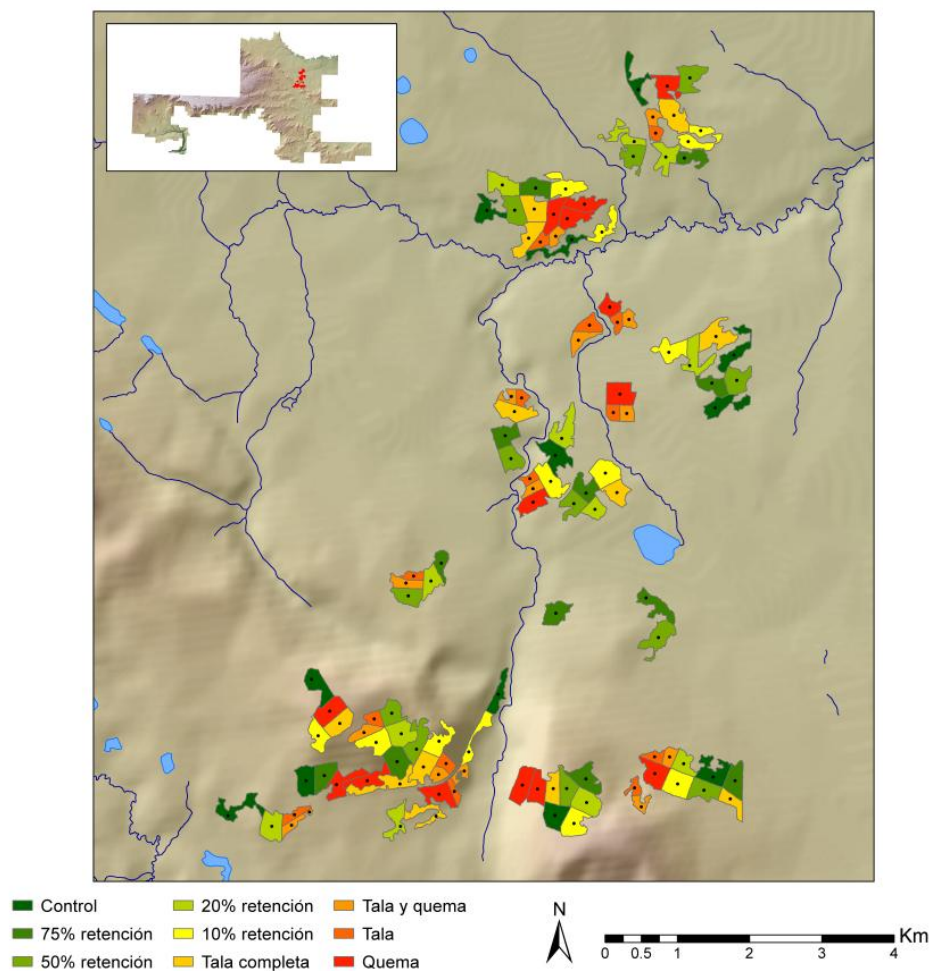
**Tabla 1.** Variables utilizadas para la modelación de distribución de especies de arañas del suelo en un área de manejo forestal en el bosque boreal de Canadá (variables que contribuyen más de 2% a la distribución estimada de cada especie).

Variable	Tipo	Definición	Porcentaje promedio de contribución	Rango (min-máx)	No. Especies
bio03	continua	Isotermalidad (rango promedio de temperatura en el día / rango de temperatura anual)	4.2	2.0- 10.1	87
bio09	continua	Temperatura media en el cuarto más seco	5.1	2.0 - 8.1	103
bio13	continua	Precipitación del mes más húmedo	5.2	2.0 - 16.4	45
bio15	continua	Precipitación estacional (coeficiente de variación)	8.4	2.0 - 29.5	100
bio16	continua	Precipitación del cuarto más húmedo	9.4	2.0 - 17.8	87
ecositio	categorica	Gradiente de humedad y nutrientes	6.4	2.0 - 18.2	100
fuego	categorica	Áreas perturbadas por incendios forestales desde 1940	8.8	2.0 - 31.5	94
cobertura	categorica	Cobertura vegetal (especie de árbol dominante en el dosel)	8.0	2.0 - 52.7	101
tala	categorica	Áreas taladas desde 1980	43.7	20.6- 61.5	105
faceta	categorica	Combinación del índice topográfico compuesto (humedad) y radiación solar	6.4	2.0 - 21.5	73
agua	categorica	Densidad de cuerpos de agua en un radio de 1 Km	5.4	2.0 - 28.0	89

Aunque las variables restantes explicaron en promedio relativamente poco en comparación con la tala, éstas fueron de importancia para muchas especies, tal y como se evidencia en los amplios rangos de sus valores (Tabla 1). La relevancia de estos resultados radica en la identificación de requerimientos de hábitat para dichas especies que se ven reflejados en la selección de áreas específicas donde es probable la ocurrencia de las mismas. De esta forma, a partir de los resultados del presente ejercicio, se pudo identificar especies que son sensibles a cambios ambientales, como por ejemplo perturbaciones por incendios forestales (Figura 2e) o gradientes de humedad (Figs. 2B-D). Por consiguiente se ha generado información básica sobre el nicho de especies de arañas del suelo en el bosque boreal, conocimiento que hasta la fecha es muy limitado para la gran mayoría de especies (Dondale y Redner 1978, 1990; Platnick y Dondale 1992) en este tipo de sistemas boscosos.

Cabe resaltar que la distribución potencial de cada especie está basada en probabilidades y debido a que la presencia/ausencia evaluada de las mismas está determinada por el umbral

logístico, la estimación de la ausencia es relativa a la calidad y cobertura de las ocurrencias empleadas para la modelación. De esta forma, la ausencia en la distribución de una especie en un punto geográfico determinado no necesariamente implica que de hecho la especie no se encuentre en dicha localidad, ya que ésta es una distribución potencial. Así, es necesario validar las distribuciones estimadas por los respectivos modelos mediante colectas adicionales posteriores para así comprobar la predicción del modelo. Una vez se incrementa el conocimiento sobre la ocurrencia de las especies en diferentes localidades dentro del área de interés, dicha información puede ser empleada para calibrar y actualizar el modelo. Por consiguiente, a medida que se incremente el conocimiento sobre la ocurrencia de una especie, más precisa será la estimación de su distribución potencial.

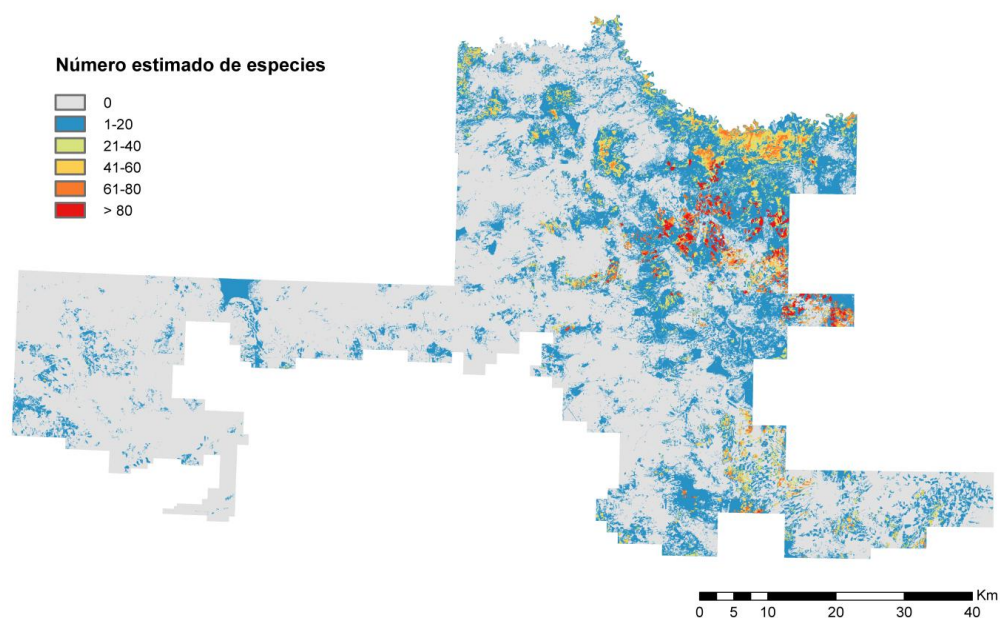


**Figura 3.** Mapa del área de estudio del proyecto EMEND donde fueron colectadas las arañas del suelo entre 1999 y 2009. Cada polígono tiene un área aproximada de 10 Ha y el punto representa el centro del polígono como geo-referencia para la ocurrencia de las especies. En el recuadro se ilustra la ubicación del área de estudio dentro de la FMA (Tala completa: sin retención; 10-75% retención: porcentaje de retención en relación a la cobertura del dosel original)

antes de la aplicación del tratamiento o la aplicación del tratamiento; Control: áreas sin disturbar; Tala-Tala y quema-Quema: tratamientos de quema controlada).

Como consecuencia, el mapa de *hotspots* de diversidad de arañas del suelo obtenido a partir de la modelación (Fig. 4) necesariamente debe cambiar a medida que los modelos sean calibrados con información adicional. Sin embargo, este mapa ofrece una idea general de cómo localidades de interés en términos de riqueza de especies están distribuidos en zonas de mayor impacto por aprovechamiento forestal e inclusive en zonas donde potencialmente dicho aprovechamiento está siendo considerado.

Es de esperar que el área correspondiente al proyecto EMEND muestre una alta densidad de *hotspots*, debido a que la ocurrencia de todas las especies fue registrada precisamente en esta zona. Sin embargo, el paisaje de EMEND es representativo del piedemonte bajo, el cual es una de las principales regiones naturales de la FMA, y por consiguiente las condiciones ambientales allí presentes potencialmente reflejan las condiciones generales del área de manejo. No obstante, se pueden observar algunas zonas con altos valores de riqueza de especies en la región oriental de la FMA, las cuales se localizan en colinas y áreas bajas. Este patrón concuerda con la ocurrencia de especies registrada en zonas con condiciones similares en el paisaje de EMEND, explicando así su distribución potencial. Así, el mapa de riqueza de especies generado mediante este ejercicio es de vital importancia para comenzar a entender los patrones de diversidad en una extensa área geográfica sujeta a complejos gradientes ambientales y a presiones antropogénicas considerables, tales como la extracción de recursos a través de la tala.



**Figura 4.** Mapa de *hotspots* de diversidad de arañas del suelo. La intensidad del color representa el número de especies estimadas en cada celda de 20x20 m.

## Conclusiones

La capacidad de crear modelos predictivos de distribución geográfica potencial de especies es sin duda de gran relevancia para conocer los requerimientos ambientales de las mismas y por consiguiente significativa para contribuir al conocimiento de su biología. Sin embargo, desde un punto de vista práctico, estos modelos predictivos son fundamentales para la conservación y manejo de una o varias especies en áreas de interés, especialmente en el contexto de perturbaciones antropogénicas. Así, la información ambiental utilizada para la modelación en el presente estudio ha permitido, por ejemplo, estimar la ocurrencia de muchas de las especies observadas en EMEND en zonas apartadas y de difícil acceso dentro de la FMA o de zonas en las cuales hay ausencia de información.

No obstante, cabe resaltar que la escala en la que los modelos son creados influye directamente en las predicciones de ocurrencia, ya que los métodos empleados para investigar la distribución potencial de especies fueron generados para la estimación a escalas muy amplias (Anderson *et al.* 2010). Como consecuencia, aunque la FMA cubre un área suficientemente extensa (aprox. 4400 Km<sup>2</sup>), ésta fue la razón por la cual se usó una alta resolución espacial (20 x 20 m). Es importante resaltar, sin embargo, que los modelos distribución de especies resultantes en el presente ejercicio deben ser tratados con precaución dada la escala del área de estudio. Adicionalmente, los modelos generados para predecir la distribución potencial de las especies consideradas emplean un número reducido de variables, las cuales generalmente representan parcialmente el nicho ecológico de dichas especies (Araujo *et al.* 2005; Elith *et al.* 2006). Por esta razón, los resultados dependen enteramente de las variables ambientales empleadas para su predicción, lo cual representa una limitante potencial de importancia (Anderson y Raza 2010). Ya sea porque no se incluyeron variables relevantes, o porque la relevancia de ciertas variables se pierde a la escala espacial empleada. Por ejemplo, la precipitación o temperatura media anual son relativamente constantes a lo largo de la FMA y como resultado no fueron escogidas por el modelo, lo cual no necesariamente implica que dichas variables no sean de importancia para predecir ocurrencias a escalas mayores.

Adicionalmente, el número de especies estimadas a lo largo de la FMA, y por ende la distribución y localización de zonas de alta diversidad (*hotspots*), son preliminares. Aunque las ocurrencias de arañas del suelo han sido registradas por 10 años como parte del proyecto EMEND y la información correspondiente al mismo es muy válida y relevante, el área base empleada para la estimación es una fracción muy pequeña de la totalidad del área de la FMA. Esto constituye una limitante importante ya que se pretende modelar la distribución de especies y los patrones de riqueza a partir de información parcial en términos espaciales. Idealmente, las observaciones deberían estar dispersas dentro del área de interés (la FMA) y no concentradas en una zona en particular (EMEND) cubriendo así un área más amplia, lo cual ajusta más apropiadamente los modelos predictivos. Sin embargo, información sobre la ocurrencia de especies de arañas dentro de la FMA, pero fuera del área de EMEND, es completamente ausente.

Estos resultados, por lo tanto, deben ser considerados con precaución y deben ser evaluados sobre la base de la importancia del aprovechamiento forestal como variable, la cual influyó significativamente en la predicción de los modelos de distribución potencial de la mayoría de especies consideradas. Por lo tanto, aunque la modelación es una herramienta eficaz en principio para definir planes de acción, se debe tener en cuenta que los resultados son basados en modelos matemáticos que abstraen condiciones reales muy complejas y por lo tanto dependen en gran medida del tipo de información empelada para la elaboración de los mismos. Sin embargo, este ejercicio no sólo constituye una aproximación inicial para la identificación de áreas prioritarias para conservación de especies de arañas, especialmente en un contexto de manejo forestal, sino también reitera la necesidad de coleccionar información adicional en diferentes zonas de interés, tales como los *hotspots* sugeridos como resultado de este ejercicio.

### Agradecimientos

Agradecemos a Scott Nielsen por su invaluable ayuda y discusión durante el análisis de datos. Así mismo, queremos agradecer la ayuda de Rick Pelletier durante las fases iniciales de recopilación y estandarización de datos en ArcGIS. Sin el apoyo de Daishowa-Marubeni International (DMI) y Canadian Forest Products, quienes han financiado en gran parte la colección de datos del proyecto EMEND desde 1999, ejercicios de modelación como el presente serían imposibles. Así mismo, DMI suministró gran cantidad de información geográfica del área de manejo forestal, la cual fue empleada en el presente estudio. Por último, queremos agradecer al sinnúmero de personas que han estado involucradas en el proyecto EMEND durante los últimos 14 años: auxiliares de campo, técnicos de laboratorio, estudiantes de pre y posgrado e investigadores asociados al proyecto.

### Literatura Citada

- ANDERSON, R.P.; LEW, D.; PETERSON, A.T. 2003. Evaluating predictive models of species' distributions: Criteria for selecting optimal models. *Ecological Modelling* 162: 211-232.
- ANDERSON, R.P.; MARTÍNEZ-MEYER, E. 2004. Modeling species' geographic distributions for preliminary conservation assessments: An implementation with the spiny pocket mice (*Heteromys*) of Ecuador. *Biological Conservation* 116: 167-179.
- ANDERSON, R.P.; RAZA, A. 2010. The effect of the extent of the study region on GIS models of species geographic distributions and estimates of niche evolution: preliminary tests with montane rodents (genus *Nephelomys*) in Venezuela. *Journal of Biogeography* 37: 1378-1393.
- ARAÚJO, M.B.; PEARSON, R.G.; THUILLER, W.; ERHARD, M. 2005. Validation of species-climate impact models under climate change. *Global Change Biology* 11: 1504-1513.
- CASSINI, M.H. 2011. Ecological principles of species distribution models: the habitat matching rule. *Journal of Biogeography* 38: 2057-2065.
- DONDALE, C.D.; REDNER, J.H. 1978. The insects and arachnids of Canada. Part 5. The crab spiders of Canada and Alaska: Philodromidae and Thomisidae. Agriculture Canada, Ottawa. 255 p.

- DONDALE, C.D.; REDNER, J.H. 1990. The insects and arachnids of Canada. Part 17. The wolf spiders, nurseryweb spiders and lynx spiders of Canada and Alaska: Lycosidae, Pisauridae and Oxyopidae. Agriculture Canada, Ottawa. 383 p.
- ELITH, J.; GRAHAM, C.H.; ANDERSON, R.P. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29: 129-151.
- ESRD. 2012. Alberta vegetation inventory (AVI) crown polygons. <http://www.srd.alberta.ca/MapsPhotosPublications/Maps/ResourceDataProductCatalogue/ForestVegetationInventories.aspx>. Fecha último acceso: 3 octubre 2012.
- ESRI. 2012. ArcGIS Desktop: Release 10.1. Redlands, CA. Environmental Systems Research Institute.
- EVANS, J. 2012. EVANS TNC Modeling Tools: ArcGIS-Geomorphometry and Gradient Metrics Toolbox. <http://www.conserveonline.org/workspaces/emt/documents/all.html>. Fecha última revisión: 2 noviembre 2011. Fecha último acceso: 3 octubre 2012.
- GeoBase. 2012. Canadian digital elevation data. <http://www.geobase.ca/geobase/en/data/cded/index.html>. Fecha última revisión: 2 mayo 2011. Fecha último acceso: 3 octubre 2012.
- HIJMANS, R.J.; CAMERON, S.E.; PARRA, J.L.; JONES, P.G.; JARVIS, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25: 1965-1978.
- HUTCHINSON, G.E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22: 415-427.
- LAWLER, J.J.; WIERSMA, Y.F.; HUETTMANN, F. 2011. Using Species Distribution Models for Conservation Planning and Ecological Forecasting. *En: Drew, C.A., Wiersma, Y.F.; Huettmann, F. (Eds.), Predictive species and habitat modeling in landscape ecology: Concepts and Applications. Springer, New York. pp. 271-290.*
- MCCUNE, B.; KEON, D. 2002. Equations for potential annual direct incident radiation and heat load. *Journal of Vegetation Science* 13: 603-606.
- PETERSON, A.T.; SOBERÓN, J.; PEARSON, R.G.; ANDERSON, R.P.; MARTÍNEZ-MEYER, E.; NAKAMURA, M.; ARAÚJO, M.B. 2011. *Ecological Niches and Geographic Distributions (MPB-49)*. Princeton University Press. 328 p.
- PHILLIPS, S. J.; DUDIK, M.; SCHAPIRE, R.E. 2004. A maximum entropy approach to species distribution modeling. *Proceedings of the 21st International Conference on Machine Learning. ACM Press, New York, pp. 655-662.*
- PHILLIPS, S. J.; ANDERSON, R.P.; SCHAPIRE, R.E. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190: 231-259.
- PINEDA, E.; LOBO, J. 2009. Assessing the accuracy of species distribution models to predict amphibian species richness patterns. *Journal of Animal Ecology* 78: 182-190.
- PINZON, J. 2011. Composition and structure of spider assemblages in layers of the mixedwood boreal forest after variable retention harvest. PhD dissertation, Department of Renewable Resources, University of Alberta, Edmonton, Canada. 596 p.
- PINZON, J.; SPENCE, J.R.; LANGOR, D.W. 2012. Responses of ground-dwelling spiders to variable retention harvesting practices in the boreal forest. *Forest Ecology and Management* 266: 42-53.
- PINZON, J.; SPENCE, J.R.; LANGOR, D.W. 2013. Effects of prescribed burning and harvesting on ground-dwelling spiders. *Biodiversity and Conservation*. DOI: 10.1007/s10531-013-0489-1.

- PLATNICK, N.I.; Dondale, C.D. 1992. The insects and arachnids of Canada. Part 19. The ground spiders of Canada and Alaska: Gnaphosidae. Agriculture Canada, Ottawa. 297 p.
- ROTEBERRY, J.T.; PRESTON, K.L.; KNICK, S.T. 2006. GIS-Based niche modeling for mapping species' habitat. *Ecology* 87: 1458-1464
- STOCKWELL, D.R.B.; PETERS, D.P. 1999. The GARP modelling system: Problems and solutions to automated spatial prediction. *International Journal of Geographical Information Systems* 13: 143-158.
- URBINA-CARDONA, J.N.; FLORES-VILLELA, O. 2009. Ecological-Niche Modeling and Prioritization of Conservation-Area Networks for Mexican Herpetofauna. *Conservation Biology* 24: 1031-1041.
- WorldClim. 2012. Global Climate Data: Free climate data for ecological modeling and GIS. <http://www.worldclim.org/current>. Fecha último acceso: 3 octubre 2012.